

=====МАТЕРИАЛЫ ВТОРОЙ НАЦИОНАЛЬНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ=====
=====«МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ»=====

УДК 51:502.4 (671.621)

Численно-аналитическое исследование модели роста дерева в условиях конкуренции за свет

©2012 Колобов А.Н.*

*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, ул.
Шолом-Алейхема, 4, 679016, Россия,*

Аннотация. Предложена математическая модель роста дерева в условиях конкуренции за свет. Проведено аналитическое и численное исследование модели. В рамках модели показано, величина параметров самозатенения и интенсивности фотосинтеза при малом освещении определяет различную реакцию видов на изменение светового режима, что приводит к формированию определенных конкурентных отношений в сообществе.

Ключевые слова: математическое моделирование, световой режим, теневыносливость, темнохвойные, светолюбивые виды, самозатенение, конкуренция.

ВВЕДЕНИЕ

При моделировании смешанных разновозрастных лесов необходимо учитывать их богатое видовое разнообразие и ярусно-мозаичную неоднородную пространственную структуру. Одним из ведущих процессов формирующих видовой состав биоценозов, а также пространственное распределение видов в пределах биотопа, является конкуренция. Она оказывается основной движущей силой естественного развития леса, вызывающей различного рода сукцессии и приводящей в итоге к некоторому устойчивому климаксовому состоянию.

В связи с этим возникает необходимость построения модели пространственно-временной динамики древесных сообществ, акцентируя особое внимание на моделирование и исследование механизмов внутривидовой и межвидовой конкуренции. В данной работе приводится описание и исследование модели роста дерева в условиях конкуренции за свет, которая является одним из блоков индивидуально-ориентированной модели динамики смешанных разновозрастных древостоев [1]. При описании роста дерева в сообществе учитываются условия произрастания, которые формируются в результате влияния рядом стоящих деревьев, заключающемся в изменении доли солнечной радиации, приходящейся на данное растение.

Процессы конкуренции за ресурсы жизнедеятельности моделируются с помощью многих имитационных компьютерных моделей, в основе построения которых также используется индивидуально-ориентированный подход [2, 3, 4, 5, 6, 7]. Такие имитационные модели требуют разработки целого программного комплекса, включающего в себя большое количество переменных, параметров, уравнений на которые накладываются дополнительные условия и ограничения. Для оценки параметров требуется собрать необходимое количество фактического материала. Использование большого количества параметров обычно не позволяет детально

*alex_0201@mail.ru

проанализировать их влияние на поведение системы. Таким образом, имитационные компьютерные модели подробно описывают объект, но не позволяют изучить тонкие зависимости влияния параметров на качественное поведение системы.

Особенность предлагаемой модели заключается в том, что она содержит небольшое количество ведущих параметров, имеющих прямое эколого-физиологическое истолкование. Использование небольшого количества существенных параметров позволяет изучать и анализировать особенности взаимодействия различных видов деревьев в сообществе, на качественном и количественном уровне при различных вариациях этих параметров. Подобного типа модель предложена в работе [8], она хорошо описывает рост дерева в одновозрастных светолимитированных древостоях, но при этом ограничивается моделированием однопорodных древостоев, не рассматривая межвидовые взаимодействия. Предлагаемая в данной работе модель не ставит своей целью воспроизвести точную динамику древостоя, но позволяет исследовать качественные особенности взаимодействия различных видов деревьев в сообществе, а также возможные изменения в зависимости от вариации параметров.

1. ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Для описания роста дерева в качестве исходного пункта мы использовали модель свободного роста дерева, предложенную в работе Полетаева [9]. Модель основывается на следующих гипотезах.

- Зрелое растение в процессе роста сохраняет геометрическое подобие. Это значит, что у зрелого растения с ростом не меняются отношения геометрических размеров, например отношение высоты к диаметру.

- Свободную энергию (или активное вещество) растение получает только путем фотосинтеза.

- Свободная энергия расходуется на фотосинтез, на построение живой ткани и на подъем раствора из почвы.

- В среднем за большие отрезки времени растение получает постоянное количество света на единицу поверхности и может поглощать необходимые вещества из неограниченного запаса.

Уравнение роста записывается в форме закона сохранения энергии и имеет вид:

$$\alpha \cdot x^2 - \alpha\beta \cdot x^2 - \gamma \cdot x^3 \cdot x - \delta \frac{d}{dt}(\rho \cdot x^3) = 0 \quad (1.1)$$

где x – линейный размер дерева, $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ – некоторые постоянные. Поверхность кроны дерева считается пропорциональной x^2 , объем дерева – пропорциональным x^3 . Первый член в уравнении (1.1) равен полученной в результате фотосинтеза энергии, второй – расходу энергии на нужды фотосинтеза, третий – расходу на транспортировку питательного раствора во все части растения, который пропорционален объему дерева и высоте, так как связан с преодолением силы тяжести, четвертый – расходу на увеличение массы растения.

В работах [10,11] отмечался тот факт, что в случае лимитирования световых ресурсов дерево перераспределяет свой прирост в пользу прироста высоты. Поэтому будем считать что дерево, растущее в условиях конкуренции за свет, не сохраняет геометрическое подобие между приростом объема и высоты. Выразим высоту дерева (H) в качестве независимой переменной, а x^3 обозначим через объем (V), таким образом, учитывая изменение геометрических пропорций дерева в ходе его роста, уравнение (1.1) несколько модифицируется и выглядит следующим образом:

$$\alpha S - \alpha\beta S - \gamma V H - \delta \frac{d}{dt}(\rho V) = 0, \quad (1.2)$$

где V – объем ствола, H – высота, S – площадь листовой поверхности дерева.

В этом случае уравнение изменения объема отдельного дерева записывается в виде:

$$\frac{dV}{dt} = EbS - cVH, \quad (1.3)$$

где $b = \frac{\alpha - \alpha\beta}{\delta\rho}$, $c = \frac{\gamma}{\delta\rho}$ – постоянные, E – интенсивность фотосинтеза единицы листовой поверхности.

Зависимость интенсивности фотосинтеза от солнечной радиации обычно описывается функцией типа Михаэлиса-Ментена [12, 13]:

$$E = \frac{aI P_{\max}}{aI + P_{\max}}, \quad (1.4)$$

где I – интенсивность радиации, a – начальный наклон кривой продуктивности, P_{\max} – максимальная интенсивность фотосинтеза единицы листовой поверхности.

Как показано в монографиях [14,15], интенсивность солнечной радиации внутри растительного покрова определяется внешними и внутренними факторами; ко вторым относится количество и распределение листовой поверхности. Зависимость ослабления радиации растительным покровом может быть выражена моделью Монси и Саеки [16], согласно которой коэффициент пропускания света зависит от плотности и толщины растительного слоя. Учитывая при этом затенение со стороны окружающего древостоя, функцию пропускания света внутри кроны дерева запишем в следующем виде:

$$I(z) = I_0 \cdot Q \cdot \exp(-kL(z)), \quad (1.5)$$

где I_0 – начальная плотность светового потока, Q – доля солнечной радиации падающей на наружную поверхность кроны, $I(z)$ – плотность светового потока внутри растительного покрова, $L(z)$ – суммарная листовая поверхность дерева от вершины до уровня z в расчете на единицу площади, k – коэффициент экстинкции. В этом случае нетрудно показать (например, [8]), что средняя освещенность единицы листовой поверхности выражается формулой:

$$I = I_0 \cdot Q \cdot (1 - \exp(-kS)) / kS, \quad (1.6)$$

где S – листовая поверхность дерева.

Для того чтобы выразить площадь листовой поверхности дерева S через его объем, воспользуемся аллометрическими соотношениями и, исходя из соображений размерности, будем считать $S = c_1 V^d$, где d равно фрактальной размерности кроны ($\frac{2}{3} \leq d < 1$).

В итоге, сделав все необходимые подстановки, окончательно получим уравнение изменения объема дерева в условиях конкуренции за свет:

$$\frac{dV}{dt} = \frac{a(1 - \exp(-pV^d))P_{\max} \cdot Q}{a(1 - \exp(-pV^d)) \cdot Q + P_{\max} pV^d} bV^d - cVH \quad (1.7)$$

где $a = \alpha I_0$, $p = c_1 k$.

Для описания роста дерева в высоту воспользовались моделью Басса, которая изначально разработана для моделирования процессов в области экономики, а затем также была использована для моделирования хода роста в высоту [17]. В дифференциальной форме она имеет следующий вид:

$$\frac{dN}{dt} = \left(p + q \frac{N}{M}\right) \cdot (M - N), \quad (1.8)$$

где N – суммарное число потребителей инновационного продукта, M – потенциал рынка, p – коэффициент инновации, q – коэффициент имитации.

Преобразовав модель к следующему виду, подставив при этом коэффициент конкуренции R , получим в итоге уравнение роста дерева в высоту:

$$\frac{dH}{dt} = (k + m \cdot H) \cdot \left(R(Q) - \frac{H}{H_{\max}}\right) \quad (1.9)$$

где $R(Q)$ – коэффициент конкуренции, зависящий от интенсивности падающего света ($0 < Q < 1$), H_{\max} – потенциальная высота дерева, k , m – видоспецифичные параметры.

Исследования показали, что модельная кривая, соответствующая решению данного дифференциального уравнения, с достаточно высокой степенью точности аппроксимирует эмпирические данные (рис. 1.1), коэффициент корреляции составил, $R^2 = 0.96 \div 0.98$.

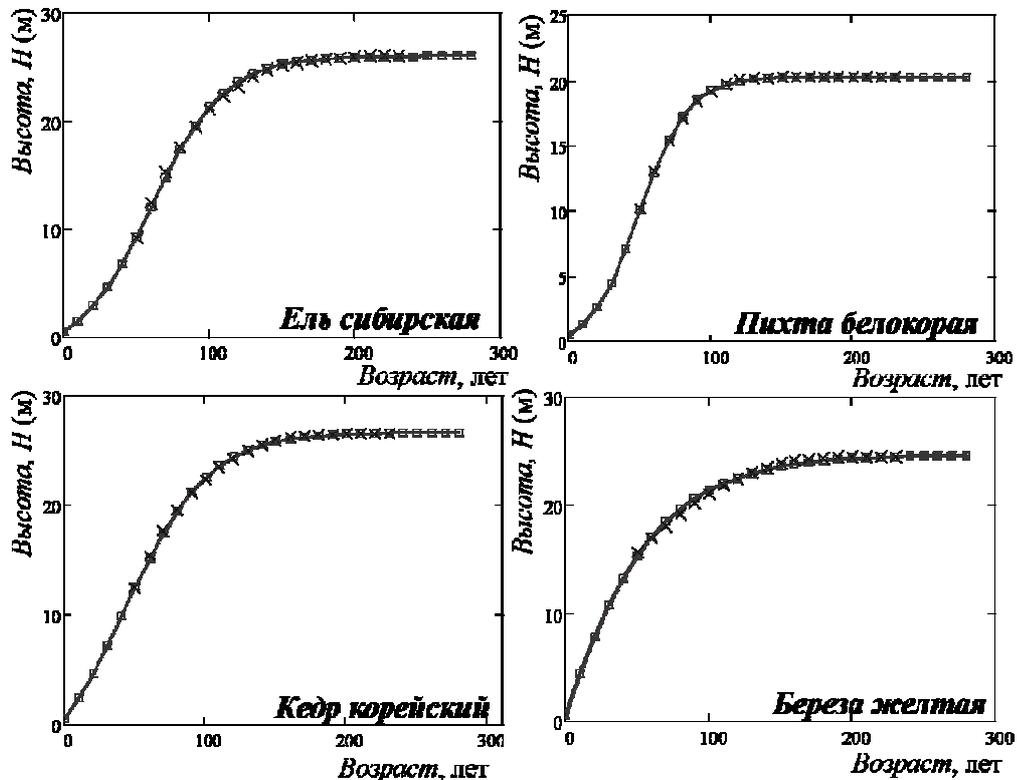


Рис. 1.1. Графики роста высоты для некоторых видов деревьев. Крестики – эмпирические данные, квадратики – модельные данные.

Диаметр ствола дерева выражается через его объем и высоту. Объем дерева вычисляется по формуле:

$$V = \frac{\pi}{4} fHD^2, \quad (1.10)$$

где f – видовое число, показывающее отклонение от идеального цилиндра. Применение такого подхода для вычисления объема дерева можно найти в работах Карева [18] и Хута [19].

В итоге, полная система уравнений, позволяющая вычислять объем, высоту и диаметр дерева в условиях конкуренции за свет, записывается в следующем виде:

$$\left\{ \begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \frac{a(1 - \exp(-pV^d))P_{\max} \cdot Q}{a(1 - \exp(-pV^d)) \cdot Q + P_{\max} pV^d} bV^d - cVH \\ \frac{dH}{dt} &= (k + m \cdot H) \cdot \left(R(Q) - \frac{H}{H_{\max}} \right) \\ D &= \sqrt{\frac{4V}{\pi H f}} \end{aligned} \right. \quad (1.11)$$

В общем виде, при взаимодействии n деревьев, доля солнечной радиации, приходящейся на i -ое дерево при затенении окружающим древостоем, определяется выражением:

$$Q_i = \sum_{s=1}^{n-1} \left[\sum_{\substack{j_1=1 \\ j_1 \neq i}}^n \sum_{\substack{j_2=2 \\ j_2 \neq i}}^n \dots \sum_{\substack{j_s=j_{s-1}+1 \\ j_s \neq i}}^n \exp\left(-\sum_{r=1}^s k_{j_r i} x_{j_r i}\right) \cdot q_{j_1 \dots j_s i} \right] + q_{0i} \quad (1.12)$$

Здесь q_{0i} – доля открытой части кроны i -го дерева, $q_{j_1 \dots j_s i}$ – доля кроны i -го дерева перекрываемая s раз другими деревьями, k_j – коэффициент затенения соответствующим видом дерева. Таким образом, можно рассчитать рост дерева в условиях конкуренции, учитывая при этом видовые особенности пропускания света, что позволяет рассматривать процессы межвидовой конкуренции. Более подробное описание алгоритма расчета светового режима в древостое можно найти в работе [20].

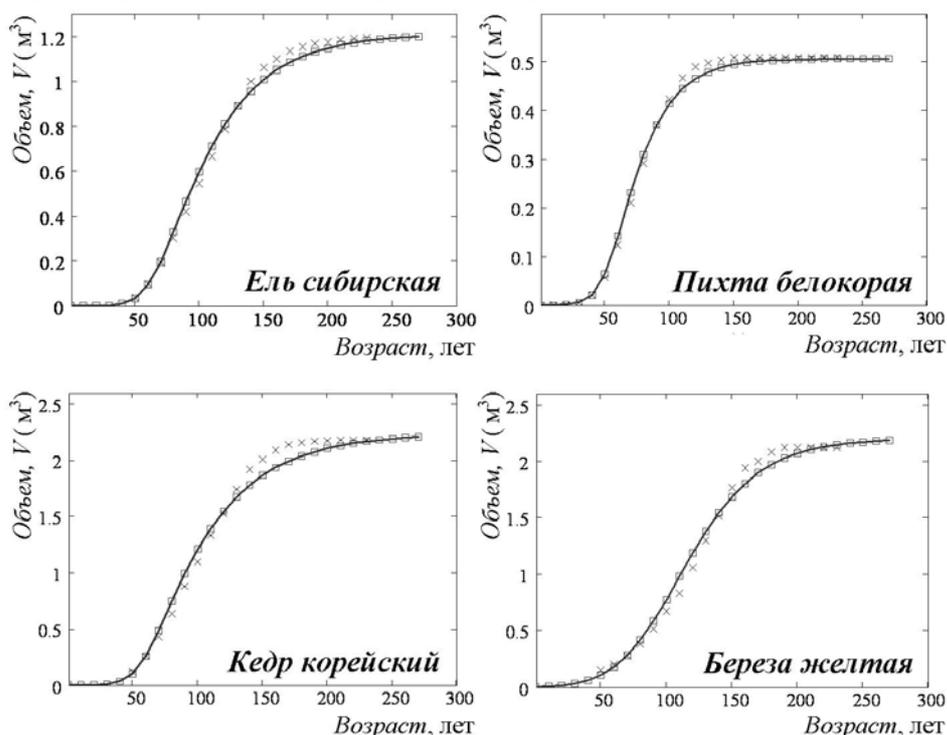


Рис. 1.2. Графики роста объема для некоторых видов деревьев. Крестики – эмпирические данные, квадратики – модельные данные.

Адекватность полученного уравнения роста дерева, была проверена на ряде таблиц хода роста [21]. Для оценки параметров модели был разработан ряд программ на основе метода наименьших квадратов и метода безусловной оптимизации Левенберга-Маркварда в системе MathCAD 2001 Pro. Необходимо было подобрать такие значения параметров a, p, P_{\max}, b, c, d (на 95% доверительном уровне), при которых ряд полученных модельных значений, наилучшим образом аппроксимирует данные ТХР.

Результаты верификация модели показали достаточно высокую точность модельной аппроксимации данных хода роста деревьев (рис. 1.2). Оценивая параметры модели для четырех рассмотренных видов, наиболее лучшие результаты были достигнуты при значении параметра d равном единице, поэтому далее для простоты аналитических преобразований будем считать $d = 1$.

2. АНАЛИТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ МОДЕЛИ РОСТА ДЕРЕВА

Проведем аналитическое исследование модели роста дерева. Найдем особые точки уравнений роста дерева, то есть значения объема и высоты, при котором рост дерева прекращается.

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = \frac{a(1 - \exp(-pV))P_{\max} \cdot Q}{a(1 - \exp(-pV)) \cdot Q + P_{\max} pV} bV - cVH \\ \frac{dH}{dt} = (k + m \cdot H) \cdot \left(R(Q) - \frac{H}{H_{\max}} \right) \end{cases} \quad (2.1)$$

Приравняем правую часть уравнений нулю, выразим объем и высоту через остальные параметры. Второе уравнение системы (2.1) является автономным, поэтому для простоты дальнейших преобразований значение его стационарной точки обозначим как \bar{H} , в итоге получим:

$$\frac{a \cdot (1 - \exp(-k \cdot V)) \cdot P_m \cdot Q}{a \cdot (1 - \exp(-k \cdot V)) \cdot Q + P_m \cdot (k \cdot V)} \cdot b \cdot V - c \cdot V \cdot \bar{H} = 0 \quad (2.2)$$

Уравнение (2.2) не разрешается относительно переменной V конечным числом элементарных преобразований. Для более наглядного графического представления решения данного уравнения преобразуем его к следующему виду.

$$V = \frac{1}{p} \ln \left(\frac{a \cdot Q \cdot (P_m - \frac{c}{b} \bar{H})}{a \cdot Q \cdot (P_m - \frac{c}{b} \bar{H}) - P_m \cdot p \cdot V \frac{c}{b} \bar{H}} \right) \quad (2.3)$$

Область значения параметров, при которых правая часть уравнения (2.3) имеет смысл, определяется следующими неравенствами:

$$V < \frac{a \cdot Q}{p} \left(\frac{b}{c \cdot \bar{H}} - \frac{1}{P_m} \right), \quad \bar{H} < \frac{P_m \cdot b}{c} \quad (2.4)$$

Таким образом, значение объема ствола, при котором рост дерева прекращается, находится на пересечении диагональной прямой и логарифмической кривой. Правая часть первого неравенства (2.4) является вертикальной асимптотой логарифмической функции. Ниже представлены графики решения уравнения (2.3) для четырех видов деревьев рассмотренных выше. Из графиков видно, что в случае темнохвойных видов ели, пихты и кедра стационарная точка практически совпадает с асимптотой, максимально к ней приближена, для березы желтой она расположена на довольно значительном расстоянии от асимптоты. Отсюда можно предположить, что это является некоторым принципиальным отличием светлюбивой породы от теневыносливых, темнохвойных видов.

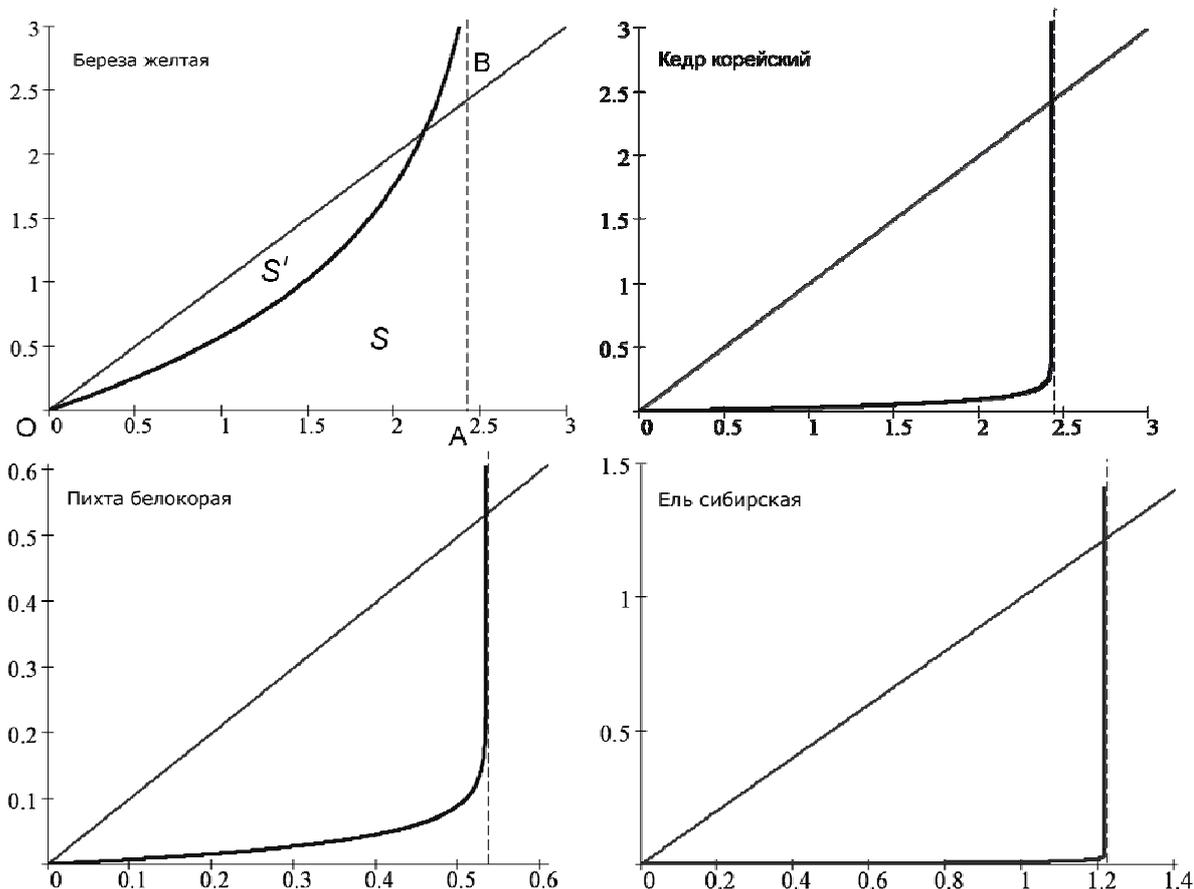


Рис. 2.1. Графики решения уравнения 3 для четырех видов деревьев.

Далее посмотрим, при каких параметрах модели происходит преобразование логарифмической кривой правой части уравнения (2.3) к такому виду, когда значение стационарной точки стремится к асимптоте. Таким образом, можно выделить параметры модели и их значения, которые являются характеристикой теневыносливости видов, в частном случае показывают различие между темнохвойными видами: ель, кедр, пихта и светолюбивой березы. Для этого необходимо площадь фигуры S под логарифмической кривой ограниченной справа асимптотой устремить к некоторому минимуму, тогда площадь фигуры S' устремится к максимуму (рис. 2.1). Площадь S под логарифмической кривой найдем через определенный интеграл.

$$S = \frac{1}{p} \int_{V_1}^{V_0} \ln \left(\frac{a \cdot Q \cdot (P_m - \frac{c}{b} \bar{H})}{a \cdot Q \cdot (P_m - \frac{c}{b} \bar{H}) - P_m \cdot p \cdot V \frac{c}{b} \bar{H}} \right) dV \quad (2.5)$$

$$V_0 = \frac{a \cdot Q}{p} \left(\frac{b}{c \cdot \bar{H}} - \frac{1}{P_m} \right), \quad V_1 = 0$$

В итоге площадь равна следующему выражению:

$$S = \frac{a \cdot Q}{p^2} \cdot \left(\frac{b}{c \bar{H}} - \frac{1}{P_m} \right) \quad (2.6)$$

Будем считать что выражение (2.6) является функцией нескольких переменных $S(a, p, P_m, b, c)$. Найдем условный минимум этой функции при условии, что значение асимптоты является некоторой положительной константой:

$$\frac{a \cdot Q}{p} \left(\frac{b}{c \cdot \bar{H}} - \frac{1}{P_m} \right) = A \quad (2.7)$$

Обозначим переменные следующим образом, в итоге получим:
 $S = \frac{x_1 \cdot Q}{x_2^2} \cdot \left(\frac{x_4}{x_5 \bar{H}} - \frac{1}{x_3} \right) \rightarrow \min$, при условии $\frac{x_1 \cdot Q}{x_2} \left(\frac{x_4}{x_5 \bar{H}} - \frac{1}{x_3} \right) = A$,
 $(x_1 > 0, x_2 > 0, x_3 > 0, x_4 > 0, x_5 > 0, A > 0)$.

Составим вспомогательную функцию:

$$F = \frac{x_1 \cdot Q}{x_2^2} \cdot \left(\frac{x_4}{x_5 \bar{H}} - \frac{1}{x_3} \right) + \lambda \cdot \left(\frac{x_1 \cdot Q}{x_2} \cdot \left(\frac{x_4}{x_5 \bar{H}} - \frac{1}{x_3} \right) - A \right) \quad (2.8)$$

Найдем ее частные производные, приравняем их нулю и упростим:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{Q}{x_2^2} \cdot \left(\frac{x_4}{x_5 \bar{H}} - \frac{1}{x_3} \right) + \lambda \cdot \left(\frac{Q}{x_2} \cdot \left(\frac{x_4}{x_5 \bar{H}} - \frac{1}{x_3} \right) \right) = 0 \\ -\frac{2x_1 \cdot Q}{x_2^3} \cdot \left(\frac{x_4}{x_5 \bar{H}} - \frac{1}{x_3} \right) + \lambda \cdot \left(-\frac{x_1 \cdot Q}{x_2^2} \cdot \left(\frac{x_4}{x_5 \bar{H}} - \frac{1}{x_3} \right) \right) = 0 \\ \frac{x_1 \cdot Q}{x_2^2 x_3^2} + \lambda \cdot \frac{x_1 \cdot Q}{x_2 \cdot x_3^2} = 0 \\ \frac{x_1 \cdot Q}{x_2^2 x_5 \bar{H}} + \lambda \cdot \frac{x_1 \cdot Q}{x_2 \cdot x_5 \bar{H}} = 0 \\ -\frac{x_4 \cdot x_1 \cdot Q}{x_2^2 x_5^2 \bar{H}} - \lambda \cdot \frac{x_4 \cdot x_1 \cdot Q}{x_2 \cdot x_5^2 \bar{H}} = 0 \end{array} \right. \Rightarrow \left\{ \begin{array}{l} \frac{A}{5x_1 \cdot x_2} = 0 \\ \frac{4A}{x_2^2} = 0 \\ \frac{x_1 \cdot Q}{5x_2^2 \cdot x_3^2} = 0 \\ \frac{x_1 \cdot Q}{5x_2^2 \cdot x_5 \cdot \bar{H}} = 0 \\ \frac{x_1 \cdot x_4 \cdot Q}{5x_2^2 \cdot x_5^2 \bar{H}} = 0 \end{array} \right. \quad (2.9)$$

Так как по условию задачи переменные функции S положительные, параметр A является константой отличной от нуля, следовательно, как видно из полученной системы уравнений (2.9), частные производные вспомогательной функции F могут быть равны нулю только при $x_2 \rightarrow \infty$. Таким образом, найдем значения других переменных функции S , при которых выполняется условие $\frac{x_1 \cdot Q}{x_2} \left(\frac{x_4}{x_5 \bar{H}} - \frac{1}{x_3} \right) = A$.

– $\lim_{x_2 \rightarrow \infty} (x_1(x_2)) = \lim_{x_2 \rightarrow \infty} \frac{A \cdot x_2 \cdot x_5 \cdot x_3}{Q \cdot (x_4 \cdot x_3 - x_5 \cdot \bar{H})} \rightarrow \infty$, при увеличении x_2 переменная x_1 возрастает, остальные переменные фиксированные.

– $\lim_{x_2 \rightarrow \infty} (x_3(x_2)) = \lim_{x_2 \rightarrow \infty} \frac{x_1 \cdot x_5 \cdot \bar{H} \cdot Q}{x_1 \cdot x_4 \cdot Q - A \cdot x_2 \cdot x_5 \cdot \bar{H}} \rightarrow -\infty$, что не имеет смысла, так как по условию задачи переменные положительные.

– $\lim_{x_2 \rightarrow \infty} (x_4(x_2)) = \lim_{x_2 \rightarrow \infty} \left(\frac{A \cdot x_2}{x_1 \cdot Q} + \frac{1}{x_3} \right) \cdot x_5 \cdot \bar{H} \rightarrow \infty$, при увеличении x_2 переменная x_4 возрастает.

– $\lim_{x_2 \rightarrow \infty} (x_5(x_2)) = \lim_{x_2 \rightarrow \infty} \frac{x_4 \cdot x_3 \cdot x_1 \cdot Q}{\bar{H} \cdot (A \cdot x_2 \cdot x_3 + x_1 \cdot Q)} \rightarrow 0$, при увеличении x_2 , переменная x_5 убывает.

Перейдем к исходному обозначению параметров: $x_1 = a$, $x_2 = p$, $x_3 = P_m$, $x_4 = b$, $x_5 = c$. Параметр p отвечает за самозатенение дерева, a – крутизна световой кривой, то есть показывает зависимость фотосинтеза от интенсивности освещения, чем больше a , тем выше фотосинтез при малом освещении, P_m – максимальная интенсивность фотосинтеза. Параметр b показывает пропорциональность площади листовой поверхности дерева к объему ствола, c – характеризует расходы дерева на процессы жизнедеятельности.

Роль параметров p и a , по сравнению с другими параметрами, хорошо прослеживается при обработке таблиц хода роста упоминавшихся уже видов деревьев, имеющих разную степень теневыносливости (табл. 1). Как видно из таблицы 1 значения этих параметров для темнохвойных видов ели, пихты и кедра гораздо выше по сравнению со светлюбивой березой. Полученные результаты вполне можно интерпретировать с точки зрения физиологии растения. Чем выше параметр p , тем больше самозатенение дерева, то есть крона слабее пропускает свет, что вполне соответствует характеристике темнохвойных, теневыносливых видов. Чем выше параметр a , тем выше фотосинтез дерева при малом освещении, что также является характеристикой теневыносливости видов. Это следует из нижеперечисленных фактов, обнаруженных при изучении процессов фотосинтеза светлюбивых и теневыносливых пород.

– Теневыносливые породы начинают разлагать углекислоту, т.е. фотосинтезировать при меньшей степени освещенности по сравнению со светлюбивыми, которым требуется значительно большая напряженность световой энергии. В. Н. Любименко было показано, что теневыносливые породы пихта и ель начинают разлагать углекислоту при напряженности света в 5 раз меньшей по сравнению со светлюбивой березой [22].

– Приспособленность растения к свету малой интенсивности находит свое выражение в значительно более высоком содержании хлорофилла. Таким образом, было установлено, что светлюбивые породы имеют более слабую концентрацию хлорофилла, чем породы теневыносливые [23].

– Потребность в той или иной степени освещения может изменяться у одной и той же породы в тех же пределах, в каких может изменяться концентрация хлорофилла в хлорофилловых зернах [23].

Таким образом, можно сказать, что величина параметров p , a отражает теневыносливость видов.

Площадь S' также найдем через определенный интеграл:

$$S' = \int_{V_1}^{V_0} \left(V - \frac{1}{p} \ln \left(\frac{\alpha \cdot Q \cdot (P_m - \frac{c}{b} \bar{H})}{\alpha \cdot Q \cdot (P_m - \frac{c}{b} \bar{H}) - P_m \cdot p \cdot V \frac{c}{b} \bar{H}} \right) \right) dV, \quad (2.10)$$

при $S' \rightarrow \max$, $V_0 = \frac{\alpha \cdot Q}{p} \left(\frac{b}{c \cdot \bar{H}} - \frac{1}{P_m} \right)$, $V_1 = 0$. В итоге получим следующее выражение:

$$S' = \frac{a \cdot Q}{p} \left(\frac{b}{c \cdot \bar{H}} - \frac{1}{P_m} \right) \cdot \left(\frac{a \cdot Q}{2p} \cdot \left(\frac{b}{c \cdot \bar{H}} - \frac{1}{P_m} \right) - \frac{1}{p} \right) \quad (2.11)$$

Будем считать что выражение (11) является функцией нескольких переменных, найдем предел этой функции при $a \rightarrow \infty$, $p \rightarrow \infty$. Предположим, что при нахождении предела точка $M(x_0, y_0)$ стремится к точке $M(\infty, \infty)$ по линии $p = k \cdot a$, где k – некоторое число, тогда:

$$\lim_{\substack{\alpha \rightarrow \infty \\ p \rightarrow \infty}} \frac{a \cdot Q}{p} \left(\frac{b}{c \cdot \bar{H}} - \frac{1}{P_m} \right) \cdot \left(\frac{a}{2p} \cdot \left(\frac{b}{c \cdot \bar{H}} - \frac{1}{P_m} \right) - \frac{1}{p} \right) = \lim_{\alpha \rightarrow \infty} \frac{a \cdot Q}{k\alpha} \left(\frac{b}{c \cdot \bar{H}} - \frac{1}{P_m} \right) \cdot \left(\frac{a \cdot Q}{2ka} \cdot \left(\frac{b}{c \cdot \bar{H}} - \frac{1}{P_m} \right) - \frac{1}{ka} \right) =$$

$$= \frac{Q^2}{2k^2} \cdot \left(\frac{b}{c \cdot \bar{H}} - \frac{1}{P_m} \right)^2$$

Следовательно, функция (2.11) не имеет предела при $\alpha \rightarrow \infty, p \rightarrow \infty$, так как при разных значениях k предел функции неодинаков, она имеет различные предельные значения. При этом площадь фигуры S' стремится к площади прямоугольного треугольника со стороной $a = \frac{Q}{k} \cdot \left(\frac{b}{c \cdot \bar{H}} - \frac{1}{P_m} \right)$, величина которой может принимать различные значения в зависимости от значения k .

Результаты исследования модели показали, что теневыносливость деревьев характеризуется величиной параметров p и a , чем выше значение этих параметров, тем выше теневыносливость, при этом площадь фигуры S' стремится к площади треугольника АОВ (рис. 2.1). Таким образом, отношение $\frac{S'}{S_{\Delta AOB}}$ может служить сравнительной числовой характеристикой теневыносливости видов. Полученные результаты вполне соотносятся с исследованиями в области физиологии растений.

Проведем сравнительные числовые оценки теневыносливости видов согласно критерию, полученному в результате исследования модели. Рассчитаем отношение площадей $\frac{S'}{S_{\Delta AOB}}$ соответствующих четырем видам деревьев рассмотренных выше. В таблице 1 приведены параметры модели для видов: ель, пихта, кедр и береза.

Таблица 1. Значения параметров модели для четырех видов деревьев

Вид дерева	a	p	P_m	b	c
Ель сибирская	300	85	12	0.0107	0.00096
Пихта белокорая	38	37	7,6	0.025	0.00196
Кедр корейский	70	19,2	15,2	0.0121	0.00062
Береза желтая	7,5	0,83	8,1	0.0232	0.0023

В результате вычислений были получены следующие значения отношений площадей $N = \frac{S'}{S_{\Delta AOB}}$ для рассматриваемых видов деревьев: ель сибирская $N_1 = 0.999$, пихта белокорая $N_2 = 0.992$, кедр корейский $N_3 = 0.953$, береза желтая $N_4 = 0.477$. Отсюда видно, что самый низкий показатель имеет береза желтая, которая является светолюбивым видом, остальные показатели, принадлежащие темнохвойным видам, имеют близкие значения, самый высокий из которых относится к ели сибирской. Таким образом, согласно полученному критерию рассматриваемые виды по убыванию теневыносливости можно разместить в следующем порядке: ель сибирская, пихта белокорая, кедр корейский, береза желтая. Данный критерий не претендует на высокую точность, но позволяет получить некоторые сравнительные числовые оценки теневыносливости видов исходя из физиологических параметров роста дерева.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ЧИСЛЕННОГО ИССЛЕДОВАНИЯ МОДЕЛИ И ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ

Далее провели численное исследование модели роста дерева в условиях различной степени затенения. В качестве исследуемых видов были взяты рассматриваемые выше: ель сибирская, пихта белокорая, кедр корейский, береза желтая. Моделировали относительное отклонение прироста дерева в условиях лимитирования световых ресурсов от потенциальных размеров свободно растущего дерева, не испытывающего затенение: $\frac{V(t,Q)}{V(t,1)}$, где $V(t,Q)$ – рост объема ствола дерева в условиях не полного освещения ($Q < 1$), $V(t,1)$ – рост дерева в условиях полного освещения ($Q = 1$), t – возраст дерева, Q – доля солнечной радиации. На рисунке 3.1 приведены графики относительного отклонения прироста объема ствола при параметре $Q = 0.7$ (не меняется в течение времени), для четырех видов деревьев. Из графиков видно, что исследуемые виды по-разному реагируют на изменение светового режима. При равных условиях затенения светолюбивая береза значительно отстает в росте объема по сравнению с темнохвойными видами, которые имеют довольно близкие значения относительного отклонения роста объема ствола, начиная примерно с 70 лет (рис. 3.1). В молодом возрасте у кедра и пихты происходит более сильное отклонение в росте, что не наблюдается у ели сибирской. Это может быть вызвано разной начальной скоростью роста деревьев или погрешностью в оценке параметров модели в результате отсутствия данных о росте рассматриваемых видов деревьев до 50 лет.

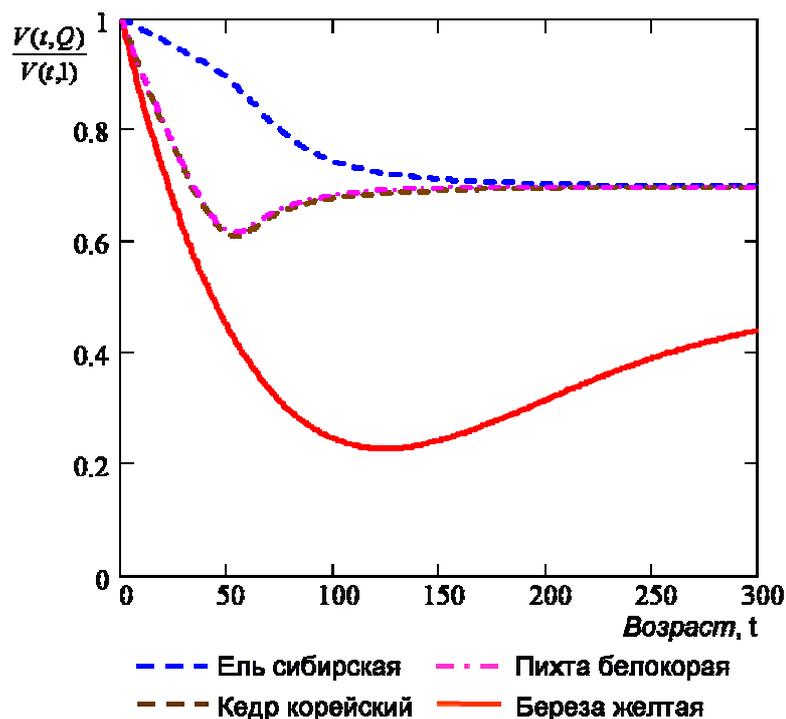


Рис. 3.1. Графики относительного отклонения прироста объема ствола в условиях затенения от потенциальных размеров при полном освещении для четырех видов деревьев.

Таким образом, результаты численного исследования модели показали, что рассмотренные темнохвойные виды и светолюбивая береза имеют разный минимальный порог освещения, при котором отставание в росте угнетенного дерева становится критическим. Следовательно, в определенных условиях освещения, которые не являются критическими для темнохвойных видов, береза может оказаться в сильно угнетенном состоянии, что приведет к ее гибели.

Ниже показаны результаты вычислительных экспериментов по моделированию парных межвидовых взаимодействий исследуемых видов деревьев. На рис. 3.2

представлены графики роста среднестатистических деревьев двувидовых разновозрастных сообществ. Природным аналогом моделируемых процессов может быть возобновление древостоя различного видового состава в “окнах” полого леса, возникающих вследствие отмирания старых деревьев. Исходное состояние растительности в “окне” можно считать относительно разновозрастным.

Для описания роста среднестатистических деревьев каждого из взаимодействующих видов двувидового сообщества, модель (1.11) записывается следующим образом:

$$\begin{cases} \frac{dV_1}{dt} = \frac{a_1(1 - \exp(-p_1V_1^d))P_{1\max} \cdot Q_2}{a_1(1 - \exp(-p_1V_1^d)) \cdot Q_2 + P_{1\max} p_1V_1^d} b_1V_1^d - c_1V_1H_1 \\ \frac{dV_2}{dt} = \frac{a_2(1 - \exp(-p_2V_2^d))P_{2\max} \cdot Q_1}{a_2(1 - \exp(-p_2V_2^d)) \cdot Q_1 + P_{2\max} p_2V_2^d} b_2V_2^d - c_2V_2H_2 \end{cases}$$

где Q_1, Q_2 – затенение со стороны первого и второго видов соответственно, которые рассчитываются по формуле (1.12).

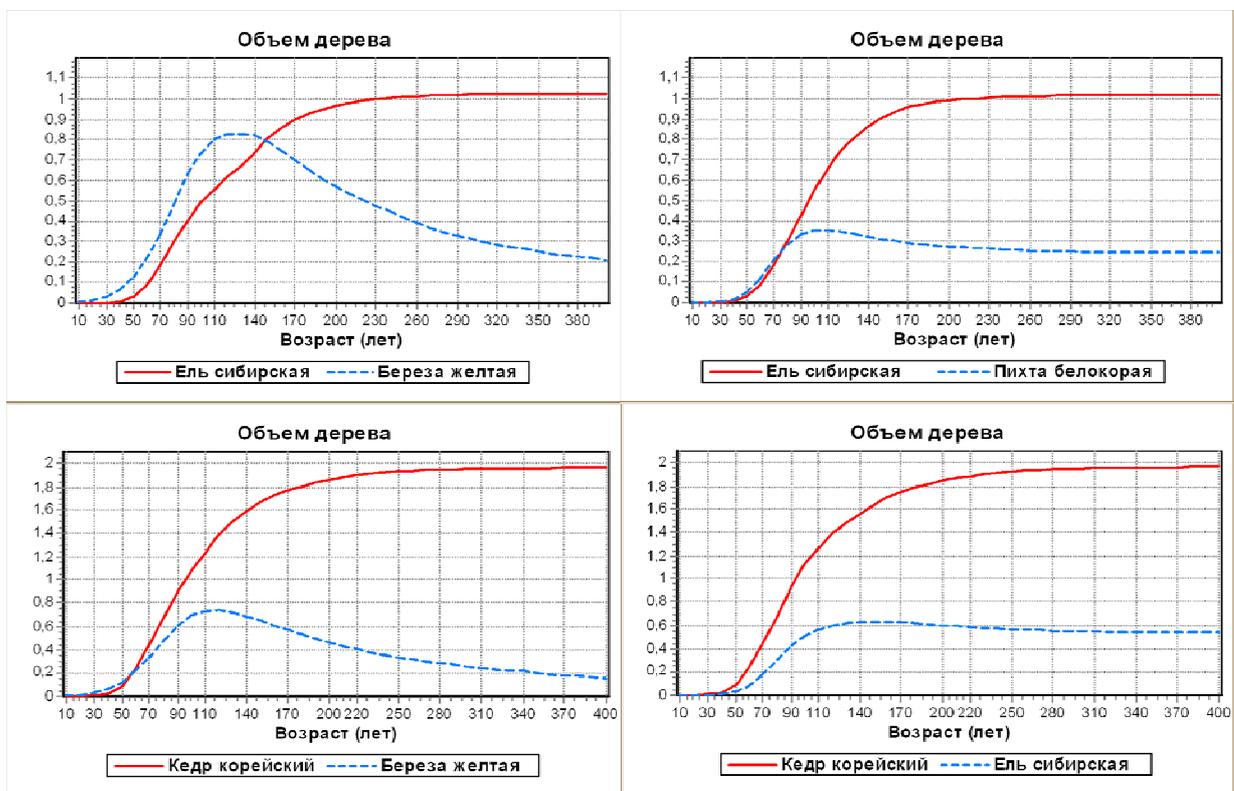


Рис. 3.2. Сценарии роста взаимодействующих видов деревьев: ель сибирская, пихта белокорая, кедр корейский, береза желтая.

Результаты моделирования показали, что темнохвойные виды фактически не подавляют друг друга, обладая при этом значительной разницей в размерах. Такая динамика вполне соответствует действительности, сочетание этих видов деревьев характерно для пихтово-еловых лесов Дальнего Востока. Береза при взаимодействии с кедром и елью оказывается в угнетенном состоянии. Особенно ярко это проявляется в случае взаимодействия с елью, которая гораздо уступая ей по размерам, является довольно сильным конкурентом. Отрицательный прирост объема дерева с точки зрения модели означает, что начиная с какого-то момента времени расход энергии, необходимой для поддержания жизнедеятельности превышает его доход. В биологическом смысле это можно интерпретировать как отмирание биомассы, опад ветвей и зеленой части растения. Из эмпирических наблюдений известно, что

теневыносливые виды не позволяют в достаточной степени нормально развиваться растениям светолюбивого вида, занимая доминирующее положение [3].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе представлена основанная на идеях энергетического баланса модель роста дерева, оказавшегося в условиях острой конкуренции за световые ресурсы. Небольшое количество параметров, имеющих прямое эколого-физиологическое истолкование, позволяет легко отслеживать качественное поведение модели.

Аналитическое исследование модели показало, что теневыносливость деревьев характеризуется величиной параметров p – самозатенение и a – крутизна световой кривой роста, определяющаяся зависимостью фотосинтеза от интенсивности освещения (чем выше значение этих параметров, тем выше теневыносливость). Согласно полученному критерию рассматриваемые виды деревьев были размещены в следующем порядке по возрастанию требовательности к свету: ель сибирская, пихта белокорая, кедр корейский, береза желтая.

Результаты численного исследования модели показали, что рассмотренные темнохвойные виды и светолюбивая береза имеют разный минимальный порог освещения, при котором отставание в росте угнетенного дерева становится критическим. Следовательно, в одинаковых условиях освещения береза оказывается в наиболее угнетенном состоянии.

В ходе лесообразовательного процесса формируются различные сукцессии, отражающие изменение породного и возрастного состава насаждения. На начальных этапах формирования лесного покрова после разрушительных воздействий на коренные леса часто формируются производные сукцессии лиственных пород (березы, осины), носящие временный характер и в конечном итоге сменяющиеся коренными хвойными породами. Длительность существования производных сукцессий 80–100 лет, а сроки восстановления коренных хвойных лесов 200–500 лет [24]. Смену пород в елово-березовом древостое можно объяснить тем, что ко времени окончания жизни первого поколения светолюбивого вида (березы), под его пологом постепенно формируется ярус из более теневыносливых видов: ель, пихта, кедр. Благодаря своей теневыносливости молодые деревья этих видов свободно растут под материнским пологом, образуя следующие поколения, не позволяя при этом нормально развиваться молодым особям светолюбивого вида [3].

В рамках предложенной модели рассмотренный сукцессионный процесс объясняется различной скоростью роста объема, диаметра светолюбивой березы и темнохвойных видов в условиях сильного затенения. Низкий уровень освещения под пологом леса приводит к быстрому падению скорости роста березы в отличие от теневыносливой ели, в результате чего отставание в росте угнетенного дерева становится критическим или возникает ситуация отрицательного прироста биомассы. Таким образом, величина параметров p , a определяет различную реакцию видов на изменение светового режима, что приводит к формированию определенных конкурентных отношений в сообществе.

Исследования выполнены при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 09–04–00146–а) и ДВО РАН (проект № 09–I–П23–12, 11–III–B–06–130).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Колобов А.Н. Индивидуально-ориентированная модель динамики древесных сообществ. *Известия Самарского Научного центра РАН*. 2009. Т. 11. № 1 (7). С. 1477–1486.

2. Попадюк Р.В., Чумаченко С.И. Имитационная биоэкологическая модель развития многовидового, разновозрастного древостоя. *Биологические науки*. М.: Высш. шк., 1991. № 8 (332). С. 67–78.
3. Чумаченко С.И. Моделирование динамики многовидовых разновозрастных лесных ценозов. *Журнал общей биологии*. 1998. Т. 59. № 4. С. 363–376.
4. Chave J. Study of structural, successional and spatial patterns in tropical rain forests using TROLL, a spatially explicit forest model. *Ecological Modelling*. 1999. V. 124. P. 233–254.
5. Peng C., Liu J., Dang Q., Apps M.J., Jiang H. TRIPLEX: a generic hybrid model for predicting forest growth and carbon and nitrogen dynamics. *Ecological Modelling*. 2002. V. 153. P. 109–130.
6. Huth A., Ditzer T. Simulation of the growth of a lowland Dipterocarp rain forest with FORMIX3. *Ecological Modelling*. 2000. V. 134. P. 1–25.
7. Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V. EFIMOD 2 – A model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems. *Ecological Modelling*. 2003. V.170. P. 373–392.
8. Карев Г.П. Математическая модель роста в светолимитированных древостоях. *Журнал общей биологии*. 1983. Т. 44. № 4. С. 474–479.
9. Полетаев И.А. *Проблемы кибернетики*. М.: Наука. 1966. Т. 16. С. 171–190.
10. Harper J.L. Darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.* 1967. V. 55. P. 247–270.
11. Harper J.L. *Population biology of plants*. N.Y.: Acad. Press. 1977. 892 p.
12. Торнли Дж.Г.М. *Математические модели в физиологии растений*. Киев: Наукова думка. 1982. 312 с.
13. Кулль К., Кулль О. *Динамическое моделирование роста деревьев*. Таллинн: Валгус. 1989. 231 с.
14. Алексеев В.А. *Световой режим леса*. Л.: Наука. 1975. 227 с.
15. Росс Ю.К. *Радиационный режим и архитектура растительного покрова*. Ленинград.: Гидрометеиздат. 1975. 327 с.
16. Monsi M., Saeki T. Uber den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fur die Stoffproduction. *Jap. Jour. Bot.* 1953. V. 14. № 1. P. 22–52.
17. Кивисте А.К. *Функции роста леса*. Тарту: ЭСХА. 1988. 108 с.
18. Карев Г.П. Моделирование динамики однопородных древостоев. *Сибирский экологический журнал*. 1999. № 4. С. 403–417.
19. Huth A., Ditzer T. Long-term impact of logging in a tropical rain forest – a simulation study. *Forest Ecology and Management*. 2001. V. 142. P. 33–51.
20. Колобов А.Н., Фрисман Е.Я. Моделирование процессов динамической самоорганизации в пространственно распределенных растительных сообществах. *Математическая биология и биоинформатика*. 2008. Т 3. № 2. С. 85–102.
21. *ТХР, полнот и запасов ельников приморского края*. Под ред. С.Н. Моисеенко. Хабаровск, 1966.
22. Ткаченко М.Е. *Общее лесоводство*. Издание 2-е. Под ред. Мелехова И.С. М.: Гослесбумиздат, 1952. 599 с.
23. Рубин Б.А. *Курс физиологии растений*. Издание 2-е. М.: Высшая школа, 1963. 598 с.
24. Исаев А.С., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М. Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход. *Лесоведение*. 2005. № 1. С. 3–11.

Материал поступил в редакцию 12.11.2011, опубликован 26.01.2012.